

Remarques sur le polymorphisme du *Pedicularis verticillata* L.

par J. P. GOUTALAND

Au cours de l'excursion au col du Jorat (massif de la Dent du Midi), lors de la session de la Murithienne à St-Maurice en juillet 1936, j'avisai — proche de Salenfe — une touffe de *Pedicularis verticillata*, singularisée par ses corolles d'un beau rose clair et lumineux, alors que le coloris du type est généralement d'un carmin vineux plus ou moins sombre (exception faite des cas très rares d'albinisme).

L'importance du pigment des fleurs a été interprétée de diverses manières chez les systématiciens. En thèse générale, on peut considérer trois catégories de classification selon les préférences accordées aux travaux suivants :

a) La *Flore de France*, de R o u y qui adopte un point de vue dogmatique de hiérarchie pour la classification des végétaux et pour qui le pigment des corolles constitue le critère de la sous-variété.

b) Le mémoire de C o u t a g n e (Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris, 1904), intitulé : « De la corrélation des caractères susceptibles de sélection naturelle », pour qui la pigmentation des végétaux se classait en « taxies » à caractères physiologiques, soit indifférents, soit nettement nuisibles ou favorables à la sélection naturelle.

La « polychromie phylotaxique florale » de P e n a r d dans le Bulletin de l'Herbier Boissier, IV (1904), p. 93, mentionne aussi ce caractère.

c) Les très nombreux auteurs qui n'accordent aucun rôle important au pigment. — Ceci admis, nous nous croyons autorisé à poser quelques questions, conformément au programme ci-dessous :

1. La bibliographie du *Pedicularis verticillata* a-t-elle enregistré des cas de polymorphisme ?

2. Ce polymorphisme affecte-t-il la couleur de la corolle ?
3. A-t-on décrit des variations chromogènes en corrélation avec d'autres caractères ?
4. A-t-on attribué à ces variations chromogènes un caractère d'origine hybride ?
- 5 Existe-t-il des métis entre les variétés présumées du *Pedicularis verticillata* ?
6. Indépendamment des « variations chromogènes », a-t-on signalé d'autres caractères de polymorphisme chez les *P. verticillatae* ?
7. Existe-t-il des descriptions de *Pedicularis* hybrides appartenant à la section des « Verticillatae » ?
8. Quelle est l'aire générale de la section des « Verticillatae » ?
9. Conclusions.

I. Reprenant la première question, des cas évidents de polymorphisme chez le *P. verticillata* L. ont été indiqués par Rouy¹, Beauverd² et Bonati³. Ce dernier auteur, dans le chapitre intitulé « Morphologie », insiste en particulier sur la variabilité de la partie souterraine de la tige, des feuilles basilaires, des feuilles sessiles ou pétiolées, à limbe denté, crénelé, pinnatifide, bipinnatiséqué, tripinnatifide ou tripinnatiséqué ; de même que les tiges, les feuilles peuvent être glabres, plus ou moins velues ou laineuses ; le même polymorphisme se présente chez les bractées qui peuvent être semblables aux feuilles ou qui en divergent totalement. Variations aussi dans la disposition des fleurs et même dans le développement de l'inflorescence qui peut être centripète ou centrifuge ; le calice varie tout autant, de 2, 3 à 5 dents égales ou irrégulières.

Bonati note en outre le caractère accrescent du calice chez le *P. verticillata* et chez d'autres espèces indigènes ; puis, observant les cinq nervures longitudinales principales, il leur attribue de l'importance dans la caractéristique de certains groupes. La corolle, dans l'aspect du tube (de longueur variable chez une même espèce donnée), du casque, du bec (qui fait défaut

¹ cf. Rouy : *Flore de France*, vol. XI (1909), p. 107.

² cf. Bull. Soc. Bot. Genève, vol. XXII (1930), p. 457.

³ cf. Bonati : *Le genre Pedicularis*, Nancy 1918, p. 5 et seq.

ou est très court chez les « Verticillées ») et de la lèvre inférieure, se prête aux effets d'un polymorphisme tout aussi fréquent (cf. dessins p. 61). Quant à la pigmentation, Bonati ne la mentionne pas, sauf en citant Prain qui, à propos d'une série de « Verticillées » favorisées d'« une faculté latente d'évolution », procure à Bonati l'occasion d'insister sur la pigmentation différente de la corolle (l. c. [1918], p. 159).

II. Cette constatation peut tenir lieu d'introduction au second point de notre questionnaire ; une réponse plus nettement affirmative encore résulte des variations chromogènes décrites par Steiger¹ et Beauverd². Observons à ce sujet que ces cas de polymorphisme chromogène revêtent une certaine importance biologique en ce sens qu'il s'agit là de plantes susceptibles de provoquer certaines réactions vis-à-vis des insectes butineurs et, en conséquence, de constituer un point de départ favorisant les phénomènes d'hybridation ou de métissage.

III. A cette question : « *A-t-on décrit des variations chromogènes en corrélation avec d'autres caractères ?* », nous répondons que diverses variations ont été observées quant aux dimensions de l'inflorescence, la forme des bractées et celle du calice (rapport des lobes calicinaux entre eux, longueur du tube, etc.). Nous référant à la littérature du sujet³, nous nous bornerons à constater que leur valeur morphologique apparaît comme plutôt quantitative que qualitative.

IV. A cette quatrième question : « *A-t-on attribué un caractère hybride à ces variations chromogènes ?* », nous remarquons que le seul cas parvenu à notre connaissance est celui que le Dr G. Beauverd, très dubitativement, a signalé pour son *P. verticillata* var. *eosina* du massif de la Vanoise⁴ ; mais pour confirmer la réponse négative à cette question, nous pouvons assu-

¹ Verh. des Naturf. Ges. Basel. Bd. XVIII (1906), p. 254 (lilacina).

² Bull. Soc. Bot. Genève, vol. XXII (1930), p. 457 et vol. XIX (1927), in Nota.

³ cf. Rouy : *Flore de France*, vol. XI (1909), p. 107 et G. Beauverd, in Bull. Soc. Bot. Genève, vol. XIX (1927), p. 356 et vol. XXII (1930), p. 457.

⁴ cf. G. Beauverd, in Bull. Soc. Bot. Genève, vol. XIX (1927), p. 356 ; l. c. vol. XXII (1930), p. 457.

rer que l'analyse du pollen que nous avons entreprise sur l'échantillon original de cette variété s'oppose à toute attribution à l'origine hybride présumée en 1930.

V. « Existe-t-il des métis entre les diverses variétés du *P. verticillata* L. ? »

Il a été publié un cas de métissage entre les variétés *typica* et *variegata* du *P. verticillata*, inter parentes, au Signal de Villeneuve, sur Pralognan (massif de la Vanoise), signalé par le Dr G. Beauverd. Ce métis est reconnaissable à ses corolles plus petites et moins claires. Il est à présumer que ce pourrait être ce même métis qui a été mentionné par Steiger¹ dans les Grisons sous le nom de *P. verticillata* f. *lilacina*. Cette forme « lilacina » a ensuite été signalée comme très rare par Hegi². On constate dans la plante abondante du Signal de Villeneuve la grande constance des caractères signalés.

VI. Indépendamment des « variations chromogènes », a-t-on signalé d'autres caractères de polymorphisme chez le *P. verticillata* L. ? » Cette question trouve une réponse affirmative en divers passages de la monographie de Bonati³. En outre, un précédent mémoire⁴ mentionne un *P. verticillata* var. nov. *dolichostachya*, trouvé dans le couloir du Bochor ainsi qu'au Pas de l'Ane (Vanoise). Cette variété est peut-être voisine, sinon identique, à celle décrite par Rouy⁵ sous le nom de *P. verticillata* L. ssp. *longespicata* Rouy, des Pyrénées. Toutes deux sont remarquables par l'excessive longueur de leur inflorescence en épi lâche. Enfin le *P. verticillata*, var. *eosina* Bvrd., à corolle d'un beau rose aurore (cf. l. c. vol. XXII [1939], p. 457), végétal nain, récolté à proximité du *Pedicularis rosea* Wulf. à pigmentation identique : l'hypothèse d'un cas d'hybridité s'offrait à l'esprit sur cette simple constatation du coloris ; mais l'enquête a démontré la vanité de cette supposition (voir p. 58).

VII. Existe-t-il des descriptions de *Pedicularis* hybrides appartenant à la section des *Verticillatae* ? — Outre les cas litigieux signalés par Bonati (cf. l. c., p. 112-114), le seul hybride

¹ cf. Verh. des Naturf. Ges. Basel Bd. XVIII (1906), p. 254.

² cf. *Flora von Mitteleuropa*, vol. VI, p. 120.

³ cf. Bonati : *Le genre Pedicularis* L., Nancy 1918, p. 14-16, 17 et seq.

⁴ cf. *Bull. Soc. Bot. Genève*, vol. XIX (19), p. 356, Nota 6.

⁵ cf. Rouy : *Flore de France*, vol. XI (1909), p. 107.

de constaté entre un représentant de la section des « *Verticillatae* » et celui d'une autre section est un *P. verticillata* × *P. tuberosa*, des environs de Bourg-St-Pierre, publié par le D. G. *Beauverd*, sous le nom de « *Pedicularis Bernardensis* Bvrd. (sub. « *P. Bernardinensis* » sphalm. !)¹, malheureusement trop tard pour avoir pu être consigné dans la monographie de *Bonati*, laquelle — précisément — insiste sur l'importance de cette lacune dans l'évolution du genre (cf. *Bonati*, l. c., p. 153).

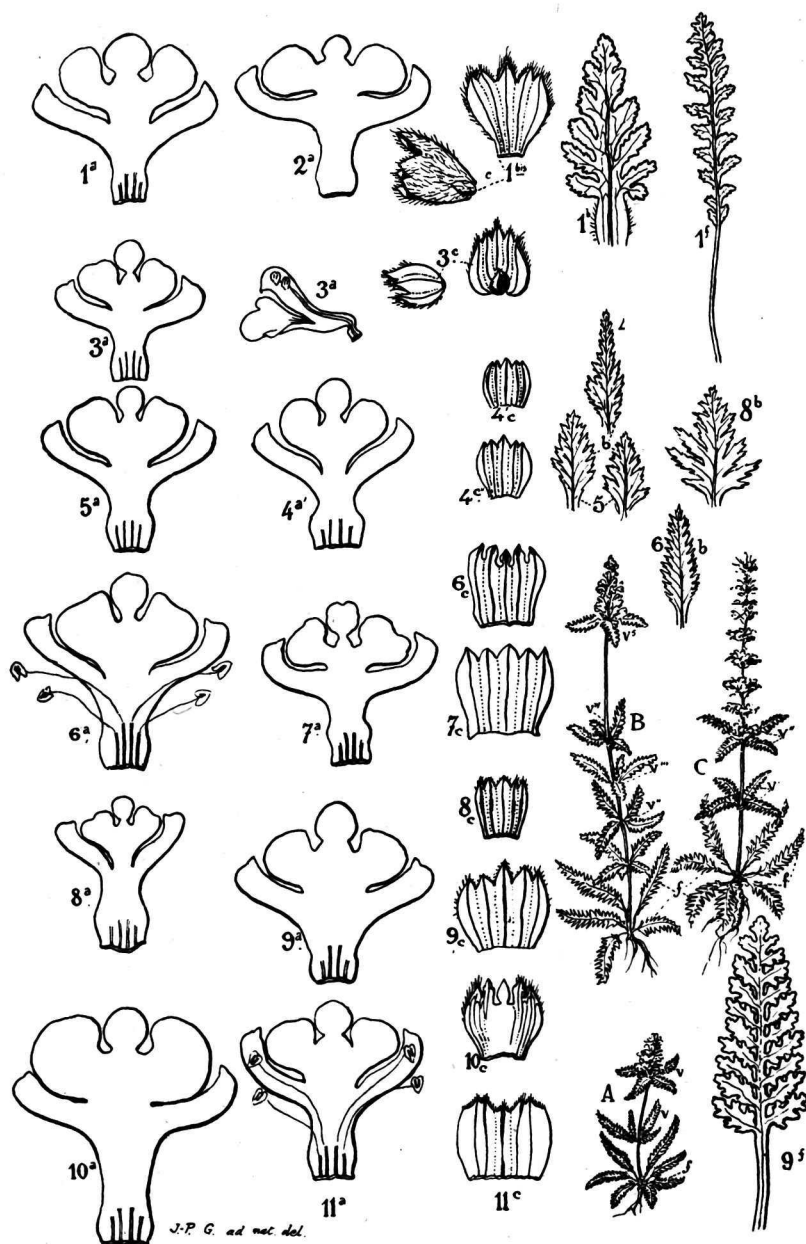
VIII. *Quelle est l'aire générale de la section des « Verticillatae » ?* — D'après la bibliographie floristique et les matériaux d'herbier, l'aire générale de la section des « *Verticillatae* » chez le genre *Pedicularis* est relativement restreinte et ne paraît pas exister en Amérique, si l'on fait exception d'un cas litigieux attribué au Canada et au Labrador chez *Bonati* (cf. l. c., p. 42 ; 95 ; 96). Cette aire de dispersion, selon *Bonati*, serait d'origine asiatique et paraît s'être étendue sur l'Europe « par migration zonale vers l'Ouest, puis vers le Nord, dans la région circumpolaire ». Comme le groupe de « *Verticillatae* » est moins répandu que celui des autres sections, la question du polymorphisme chromogène chez le *P. verticillata* pourrait présenter quelque intérêt quant à la dispersion géographique.

IX. *Conclusions.* — Dans l'état actuel de nos connaissances, il serait outrepassant de prétendre formuler des conclusions définitives en réponse à toutes ces questions. Le seul fait de l'hémi-parasitisme des Pédiculaires complique singulièrement le côté expérimental du problème. Aussi bien devons-nous formuler de simples conjectures en énumérant les diverses observations auxquelles nous avons pu nous livrer. Nous formulerons comme suit les résultats affirmatifs de cette enquête :

1. Le *Pedicularis verticillata* L. est une espèce polymorphe se rattachant à un groupe de Pédiculaires nettement caractérisé par ses feuilles caulinaires disposées en verticilles ; la grande majorité des espèces de ce groupe est exclusivement asiatique ; seul, le *P. verticillata* atteint l'Europe, tant orientale qu'occidentale et se retrouve dans les contrées circumpolaires ; le pigment de la corolle est localisé dans la série colorée du carmin, avec possibilité d'albinisme (cf. *Rouy* : s.-var. *albiflora*, l. c., p. 107).

¹ cf. *Bull. Soc. Murith.*, fasc. XLII (1921-24) p. 186 (Sion 1925).

Polymorphisme du *Pedicularis verticillata* L.



1: var. *eosina* (col Jorat); 1 bis: (Vanoise); 2: var. *typica* (col Jorat); 3: var. *typica* × *variegata*; 4 et 5: var. *dolichostachya* (Vanoise); 6: var. *iberica* (Espagne: Boissier); 7: var. *balcanica* (Serbie: Panic); 8: var. *Steveni* (Alatau, Sibérie: Karelin et Kiriloff); 9: var. *sibirica* (Irkousk: Karo); 10: var. *sinensis* (Chine occid., Kan-Su); 11: var. *glacialis* (Kamtchatka: Adams). — A = port habituel, à 1-2 verticilles de feuilles (var. *eosina* et *typica*); B = port asiatique, à 4-5 verticilles foliaires; C = port spiciforme, à 1-2 verticilles et long épi (var. *dolichostachya* et *longespicata*). a = corolle; b = bractée; c = calice; f = feuilles basilaires; v = verticilles caulinaires.

(Dessins de Mlle Goutaland, d'après matériaux de l'herbier Boissier).

2. Le polymorphisme de cette espèce présente des variations à caractères héréditaires d'ordre chromogène et d'ordre morphologique ; ces variations, constatées jusqu'à nos jours à la Vanoise (Savoie) et à Salanfe (Valais), ne sont nullement d'origine hybride. A cette occasion, il est à retenir que la variété chromogène valaisienne — identique à la variété *eosina* de la Vanoise (même pigment de la corolle et altitude comparable) — ne présente certainement aucun caractère morphologique susceptible d'admettre son hybridité avec le *P. rosea*, comme il l'aurait été présumé erronément pour l'échantillon des Alpes de Savoie.

Constatons à ce sujet que la flore de Salanfe comprend un nombre important de plantes faisant aussi partie de la flore du massif de la Vanoise, par exemple : *Woodsia hyperborea*, *Streptopus amplexifolius*, *Mæhringia polygonoides*, *Ranunculus parnassifolius*, *Draba fladnizensis*, *Arabis caerulea*, *Arabis serpyllifolia*, *Aquilegia alpina*, *Geum reptans*, *Viola cenisia*, *Pedicularis recutita*, *Pedicularis Barrelieri*, *Gallium helveticum*, *Achillea atrata*, *Crepis pygmaea*, etc.

C'est au milieu de cette association qu'à la Vanoise existe le *P. rosea*, ainsi que le *P. verticillata* var. *eosina* ; mais St-Lager indique précisément comme remarquable l'absence du *P. rosea* en Suisse, dont les stations les plus proches du territoire envisagé sont les terminus de Laval de Tignes (Tarentaise) et Entre-deux-Eaux (Maurienne, en Savoie). Une enquête plus approfondie et suivie arrivera-t-elle à poser des jalons précisant une voie probable de migration — et peut-être la découverte du *P. rosea* — établissant un trait d'union entre les vallées de l'Isère, de l'Arve et celle du Trient pour aboutir à la Dent du Midi ? Les plantes précitées appartiennent aux associations végétales des hautes altitudes ; mais, si l'on considère la flore des régions inférieures, nous trouvons de nombreuses espèces établissant des jalons pour l'étage inférieur (talweg) : *Achillea tomentosa*, *Astragalus monspessulanus*, *Vesicaria utriculata* et, tout récemment, à l'occasion d'un séjour dans la vallée du Monétier (Lautaret), nous avons constaté la présence abondante de la variété *apetula* Chaix du *Sisymbrium Sophia* qui était considéré comme un endémisme dauphinois, alors qu'il a été trouvé en quantité dans la vallée du Trient et de là, à l'intérieur du Valais où il colonise jusqu'à Sierre, si ce n'est plus loin (Sierre, 1938).

Une migration d'espèces alpines a-t-elle suivi cette même voie, constatée pour les espèces xériques que nous venons d'énumérer ? Telle peut-être notre conclusion en attendant des investigations ultérieures plus fructueuses et plus probantes.

* * *

Pour la bibliographie du sujet, consulter les « notes de bas » signalées au cours du présent mémoire.

Il conviendrait d'ajouter que la plante de Salanfe, présentée à M. le Dr Beauverd, l'a immédiatement intéressé, vu son identification au *P. verticillata* var. *eosina* de la Vanoise. Grâce à l'extrême amabilité du Conservateur de l'Herbier Boissier, M. le Dr G. Beauverd, il m'a été possible de mener cette étude à bonne fin: je lui en exprime ici toute ma gratitude.

Versoix, mars 1939.
